 doi:10.16380/j.kcxb.2018.04.007

感染和未感染南方水稻黑条矮缩病毒的白背飞虱成虫唾液腺转录组比较分析

邓 瑶[1,2], 刘玉娣[1,2,*], 王香萍[1,*], 侯茂林[2]

(1. 长江大学农学院昆虫研究所, 湖北荆州 434025;
2. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要:【目的】白背飞虱 *Sogatella furcifera* 是南方水稻黑条矮缩病毒(*Southern rice black-streaked dwarf virus*, SRBSDV)传播的主要介体,其唾液腺在取食和传毒的过程中都发挥着重要作用,本研究旨在通过对带毒与不带毒白背飞虱成虫的唾液腺进行转录组测序,进而比较分析找出差异表达基因,推测出唾液腺中与传毒相关的基因。【方法】利用 Ion Proton Ⅱ, PGM 平台进行带毒与不带毒白背飞虱成虫唾液腺转录组测序,用 SOAPdenovo 软件从头组装,通过 blastX 比对进行基因注释。采用 Blast2go 和 Blastall 软件对所测基因的 GO 功能富集和 KEGG 代谢途径进行分析;采用 RPKM 分析差异表达基因。【结果】带毒和不带毒白背飞虱的唾液腺转录组样本的原始数据经过软件处理后分别获得 52 062 和 51 407 条 unigenes 序列(GenBank 登录号分别为 SRS851833 和 SRS843978),平均长度分别为 639 和 647 bp。通过 NR 数据库比对,共 18 431 个 unigenes 具有同源序列,与赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 的同源序列最多(16.23%)。所有 unigenes 富集到 52 个 GO 类群,240 个 KEGG 信号通路。白背飞虱在感染南方水稻黑条矮缩病毒后,唾液腺有 89 个 unigenes 序列的表达发生变化。【结论】本研究通过比较分析带毒与不带毒白背飞虱唾液腺转录组样本后,发现有部分基因序列的表达存在差异,这些基因序列可能和病毒与载体的互作有关。转录组数据的获得为研究与取食和传毒相关的基因提供了有用的信息,从而在分子水平上为后续研究白背飞虱与 SRBSDV 互作机制奠定基础。

关键词: 白背飞虱; 唾液腺; 南方水稻黑条矮缩病毒; 转录组; 差异表达基因

中图分类号: Q966　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 0454-6296(2018)04-0449-09

Comparative transcriptome analysis of salivary glands of *Southern rice black-streaked dwarf virus* (SRBSDV)-infected and uninfected adults of the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae)

DENG Yao[1,2], LIU Yu-Di[1,2,*], WANG Xiang-Ping[1,*], HOU Mao-Lin[2] (1. Institute of Insect, College of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025; China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract:【Aim】The white-backed planthopper (WBPH), *Sogatella furcifera*, is a main vector of *Southern rice black-streaked dwarf virus* (SRBSDV). The salivary glands of the WBPH play an important role in feeding behaviour and virus transmission. This study aims to sequence the salivary gland

基金项目: 国家自然科学基金项目(31772538); 中国农业科学院植物保护研究所基本科研业务费(1610142017007)
作者简介: 邓瑶, 女, 1991 年生, 湖北咸宁人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生化与分子生物学, E-mail: 597640972@qq.com
* 通讯作者 Corresponding authors, E-mail: ydliu@ippcaas.cn; wang.xiang.ping@126.com
收稿日期 Received: 2017-11-30; 接受日期 Accepted: 2018-02-28

transcriptomes of viruliferous (SRBSDV-infected) and nonviruliferous adults of the WBPH, to find the differentially expressed genes in salivary glands and to further infer the virus-related genes. 【Methods】 Salivary gland transcriptomes of viruliferous and nonviruliferous adults of *S. furcifera* were sequenced by using the Ion Proton II, PGM platform, and then were *de novo* assembled by SOAPdenovo software. Gene annotation was conducted by blastX, and GO term enrichment and KEGG metabolic pathway analysis were performed using Blast2go and Blastall software. The differentially expressed genes were calculated by RPKM values. 【Results】 A total of 52 062 unigenes from viruliferous salivary glands (VSGs) and 51 407 unigenes from nonviruliferous salivary glands (NVSGs) of *S. furcifera* with the mean length of 639 and 647 bp, respectively, were obtained, and their GenBank accession numbers are SRS851833 and SRS843978, respectively. A total of 18 431 unigenes have homologous sequences against the NR database, and the highest percentage of unigene sequences (16.23%) were matched to genes of *Tribolium castaneum*. All unigenes were enriched to 52 GO terms and 240 KEGG pathways. The results revealed that 89 unigenes had a significantly different expression level between VSGs and NVSGs. 【Conclusion】 Through the comparative analysis, the differentially expressed genes between viruliferous and nonviruliferous salivary glands of *S. furcifera* were found, and some of these genes might be involved in virus-vector interactions. The gene expression characteristics of salivary gland transcriptome provide useful information for the identification of genes involved in feeding and virus transmission and so lay the basis for investigating the interaction between SRBSDV and WBPH at the molecular level.

Key words: *Sogatella furcifera*; salivary glands; *Southern rice black-streaked dwarf virus* (SRBSDV); transcriptome; differentially expressed genes

南方水稻黑条矮缩病毒(*Southern rice black-streaked dwarf virus*, SRBSDV)属于呼肠孤病毒科(Reoviridae)斐济毒属 *Fijivirus* 的一个新种(周国辉等, 2010),于 2001 年在我国广东省阳西县首次发现。自 2008 年以来 SRBSDV 在东南亚主要水稻 *Oryza sativa* 种植区暴发成灾,致使水稻产量严重下降,已成为威胁亚洲水稻生产安全的最重要病害之一(欧高财等, 2012)。白背飞虱 *Sogatella furcifera* 是水稻上重要的迁飞性害虫,也是 SRBSDV 的主要传播介体(Zhang *et al*., 2008)。研究表明,该病毒可以在白背飞虱体内增殖,白背飞虱一旦获毒,即终身带毒和传毒,它的成虫和若虫都以持久增殖型方式传播病毒,不能经卵传毒(Wang *et al*., 2010)。持久增殖型病毒的特点是在侵入寄主昆虫体内后需要在寄主体内有一个潜伏期才能侵染新的寄主;病毒经过中肠或者后肠上皮细胞释放至血淋巴,通过血淋巴扩散到达唾液腺,在寄主取食时传播到新的寄主植物(Hogenhout *et al*., 2008; Dietzgen *et al*., 2016)。唾液腺组织对于持久增殖型病毒的传播起着至关重要的作用。

白背飞虱在取食过程中唾液腺会产生和分泌两种唾液:一种是胶状唾液,形成唾液鞘,保护口针避免机械损伤和化学攻击;另一种是水状唾液,在昆虫刺穿植物组织时分泌,润滑口针和传导酶液(Sharma *et al*., 2014),如在同为飞虱科昆虫褐飞虱的水状唾液中发现过氧化物酶、羧酸酯酶、多酚氧化酶和 α-葡萄糖苷酶等(Sogawa, 1982; Liu *et al*., 2016)。这些酶类能够解毒植物次生代谢物质、引起植物防御反应、植物细胞降解等。

本研究通过对带毒与不带毒白背飞虱的唾液腺进行转录组测序、组装和注释,以期进一步发掘与白背飞虱传播南方水稻黑条矮缩病毒相关的关键基因,为防治 SRBSDV 提供新的思路和策略。

1　材料与方法

1.1　供试水稻带毒植株和昆虫

实验室带毒水稻于 2013 年采集于广西省桂林市兴安县农业部桂林有害生物野外科学观测实验站,采用一步双重 RT-PCR 南方水稻黑条矮缩病毒的检测法(季英华等, 2011; 王强等, 2012),检测稻苗带毒状况和白背飞虱带毒率。将 50 对不带毒的白背飞虱雄性和雌性成虫转移到确认感染 SRBSDV 的台中 1 号 TN1 水稻上饲养,饲养 5 代以后,通过 RT-PCR 验证,90% 以上的白背飞虱是带毒的。白背飞虱无毒种群为实验室连续饲养多代所得,白背

飞虱在人工气候箱中饲养于水稻品种 TN1 上，饲养条件为温度 27 ± 1℃、相对湿度 80% ± 5%、光周期 16L:8D。

1.2　白背飞虱唾液腺解剖收集

将白背飞虱成虫置于冰上 3 min，等到虫体麻醉后，将白背飞虱放于滴有磷酸缓冲盐溶液 PBS 的无菌培养皿上，将培养皿置于解剖镜下，用一个解剖镊夹住白背飞虱前足和口针，另一个解剖镊夹住胸部固定，拉下白背飞虱头部和前胸，从中夹出唾液腺。带毒和不带毒样本各收集约 1 000 头个体的唾液腺，置于放在冰上的 RNAiso Plus 裂解液中，－80℃保存。

1.3　测序、组装和注释

将收集的白背飞虱唾液腺送至北京奥莱博生物技术有限责任公司进行 RNA 提取和转录组测序，用 Ion Proton II 平台进行测序。下机后用 Tagdust, DUST 和 Seq Clean 软件去除原始序列中的低质量、载体和接头序列等污染序列，然后用 SOAPdenovo 软件进行组装得到 Unigene 序列。将 Unigene 序列通过 blastX（E-value < $1.0E^{-5}$）与 NR，Swiss-Prot，COG 和 KEGG 蛋白数据库比对，获取相关注释信息。根据各个数据库的功能注释信息，使用 Blast2go 软件和 Blastall 软件分别对得到的 unigene 的 GO 条目和 KEGG 代谢通路进行分析。

1.4　差异表达基因的分析

为了确定两个样本中差异表达基因，采用每百万 Reads 中来自于某基因每千碱基长度的 Reads 数（reads per kilobase per million mapped reads，RPKM）来进行两个样本中每个基因的 Reads 数量计算以及标准化（Hansen and Moran，2011）。利用 FDR ≤ 0.001，$\log_2$ratio 绝对值大于 1 的条件筛选出差异表达基因。

2　结果

2.1　序列组装和注释

利用 Ion Proton II，PGM 测序平台对带毒和不带毒白背飞虱唾液腺进行了转录组测序。原始数据去掉接头和低质量的序列以后，从带毒飞虱的唾液腺样本中得到了 20 027 949 条有效读数，不带毒白背飞虱的唾液腺样本得到了 15 705 062 条有效读数（表 1）。通过拼接软件处理后获得带毒和不带毒白背飞虱的唾液腺样本分别为 52 062 和 51 407 条 unigenes 序列（GenBank 登录号分别为 SRS851833 和 SRS843978），平均长度分别为 639 和 647 bp。带毒和不带毒白背飞虱唾液腺两个样本中的 unigenes 序列长度呈现出相似分布（图 1），说明构建的两个样品 cDNA 文库无偏向性，有助于真实地反映两者基因表达量的差异。

将 53 106 条 unigenes 序列与 NR 数据库进行序列同源性比对，共有 18 431（34.71%）条序列与其他生物已知蛋白具有不同程度的同源性。在已注释的序列中，2 942（15.96%）条序列与已注释蛋白序列有很高的同源性（E 值 < $1.0E^{-100}$），而 7 775（42.18%）条序列的 E 值分布在 $1.0E^{-5}$ ~ $1.0E^{-25}$ 之间。同时，同源蛋白的物种来源统计分析结果如图 2 所示，与赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 的同源序列最多，占 16.23%；其次是与体虱 *Pediculus humanus corporis* 的同源序列，占 13.18%；再次是与豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 的同源序列，占 11.05%；与其他物种的同源序列均低于 8%。

表 1　白背飞虱唾液腺转录组数据统计

Table 1　Summary of statistics for salivary gland transcriptomes of *Sogatella furcifera*

读取序列的拼接 Reads assembled	不带毒唾液腺 Nonviruliferous salivary gland	带毒唾液腺 Viruliferous salivary gland
有效读序总数 Total number of clean reads	15 705 062	20 027 949
有效读序总长 Total length of clean reads (nt)	2 292 939 052	2 964 136 452
有效读序平均长度 Average length of clean reads(nt)	146	148
有效读序最大长度 Maximum length of clean reads (nt)	434	434
GC 含量 GC content	38.12%	38.51%
单一序列总数 Total unique sequence	51 407	52 602
单一序列平均长度 Mean length of unique sequence (nt)	647	639
单一序列总长度 Total length of unigene sequence (nt)	33 259 571	33 634 064

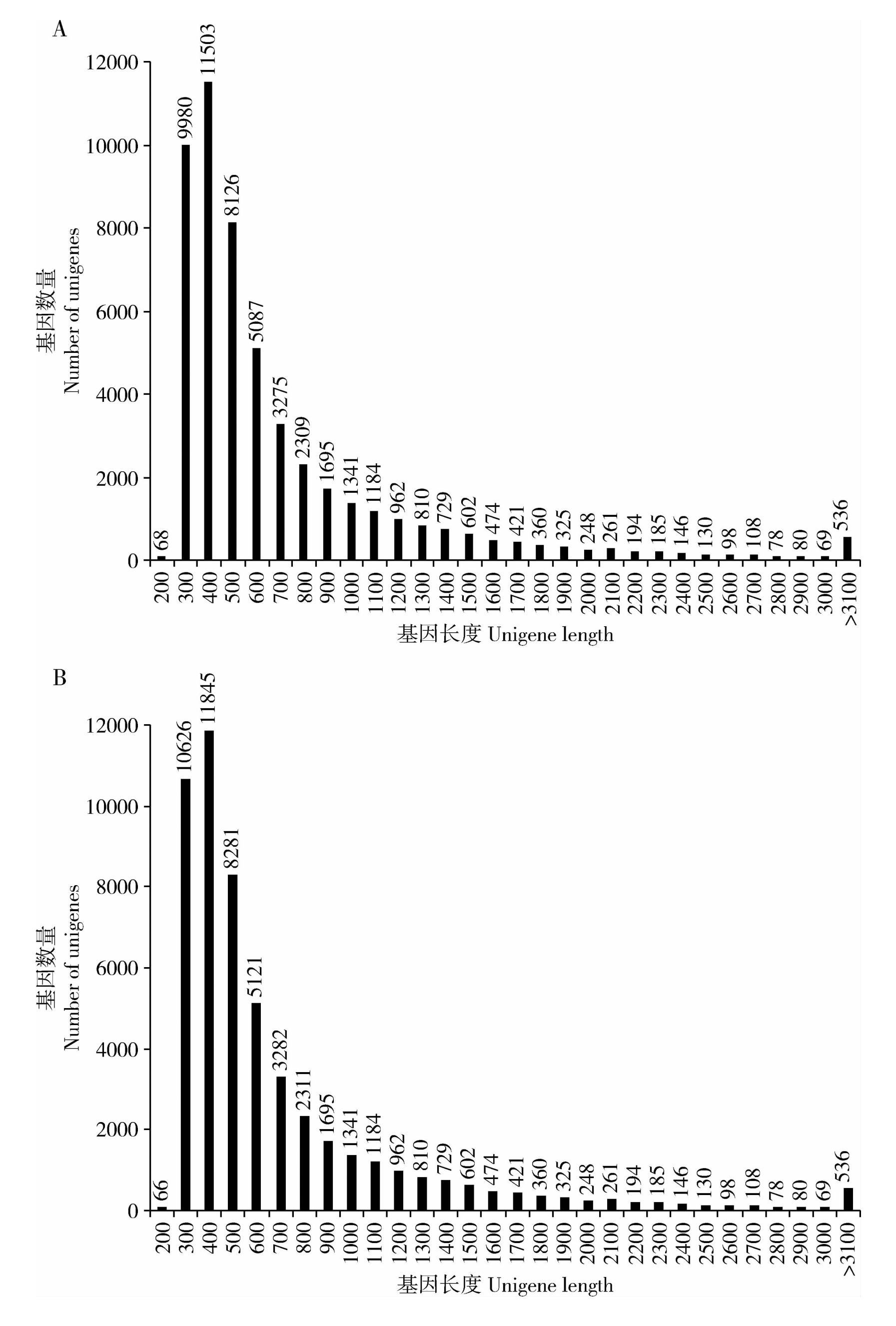


图 1　白背飞虱唾液腺 unigenes 长度分布

Fig. 1　Length distribution of unigenes in the assembled salivary gland transcriptomes of *Sogatella furcifera*

A：不带毒白背飞虱唾液腺 Nonviruliferious salivary gland of *S. furcifera*；B：带毒白背飞虱唾液腺 Viruliferious salivary gland of *S. furcifera*.

2.2　GO 功能分类

将带毒和不带毒白背飞虱唾液腺组织的 58 660 和 57 671 条 unigenes 序列分别进行功能富集分析，主要分为生物进程、分子功能和细胞组分三大类，共分为 52 个小类(图 3)。带毒和不带毒白背飞虱唾液腺组织的 unigenes 序列有着相似的 GO 分类结果。其中与生物进程有关的 unigenes 数量最多，在生物进程这一类别中，排在前 3 位的分别是细胞进程(biological process)5 268 条序列、代谢进程(metabolic process)4 178 条序列和生物调节(biological regulation)2 181 条序列。与细胞组分相关基因数量最多的 3 类是细胞(cell)5 991 条序列、细胞部分(cell part)5 480 条序列和细胞器(organelle)3 373 条序列。催化活性(catalytic activity)4 184 条序列、结合(binding)3 835 条序列和转运活性(transporter activity)600 条序列是分子功能(molecular function)这一类别中基因数量最多的前 3 个功能。

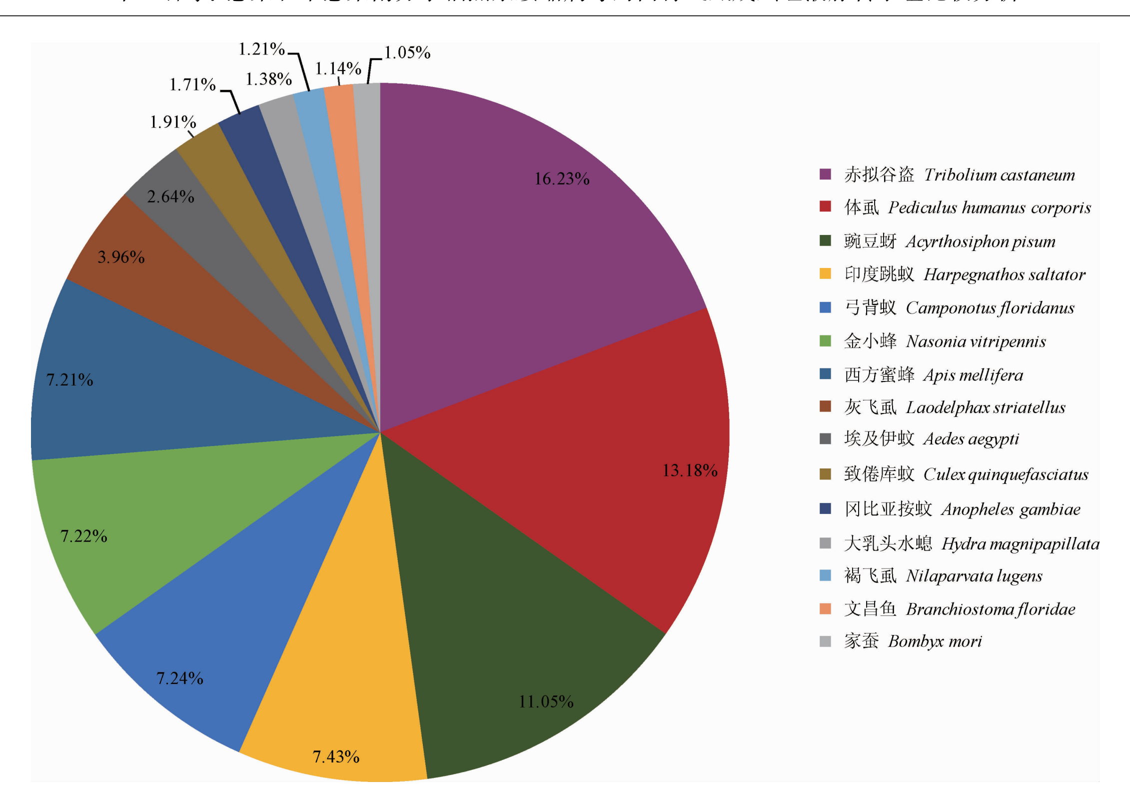


图 2　白背飞虱唾液腺 unigenes 同源序列在 NR 数据库注释的物种分布图

Fig. 2　Species distribution of the unigene homologs of *Sogatella furcifera* from the NCBI-NR protein database

2.3　KEGG 通路注释

结合 KEGG pathway 数据库对唾液腺中的所有 unigenes 序列有可能参与或涉及的生物代谢通路进行分析。带毒和不带毒飞虱的唾液腺样本中分别有 13 325 和 13 167 条 unigenes 序列可以分别比对到 240 个通路中。图 4 是含有最多基因的前 15 个通路，而代谢途径是所有通路中含有 unigenes 序列最多的；带毒唾液腺样本有 1 671 条 unigenes 序列，不带毒唾液腺样本有 1 655 条 unigenes 序列。

2.4　白背飞虱唾液腺转录组差异表达基因分析

在 FDR 修正值小于 0.001 且表达倍数不低于 2 倍的条件下，采用 RPKM 计算两个样本中的基因 reads，得到 89 个差异表达基因（表 2）。在带毒与不带毒白背飞虱唾液腺差异表达基因比较中，其中 42 个上调表达，47 个下调表达。

3　讨论

本研究通过 Ion Proton II, PGM 测序平台，对带毒与不带毒白背飞虱唾液腺进行转录组测序，共获得带毒白背飞虱唾液腺 unigenes 序列 52 062 条和不带毒白背飞虱唾液腺基因 51 407 条，平均长度分别为 639 bp 和 647 bp。而同为飞虱科的褐飞虱在取食两种不同水稻品种后唾液腺的转录组测序数据为 37 666 条和 38 451 条，平均长度为 599 和 609 bp（Ji *et al*., 2013）。从获得的数量与平均长度等方面均显示，本次白背飞虱唾液腺转录组的拼接结果良好，测序比较成功。另外，有些基因序列只出现在其中某一个样本中，这可能是由于白背飞虱在感染病毒之后体内发生一系列生理变化所致。将全部 53 106条 unigenes 序列与 NCBI 非冗余蛋白数据库（NR database）BLASTx（E-value $< 1.0E^{-5}$）进行功能注释，结果表明在已注释蛋白中，与赤拟谷盗的同源序列最多，达到 16.23%，与豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 的同源序列只有 11.05%，这与褐飞虱整虫和唾液腺组织转录组测序结果一致（Xue *et al*., 2010; Ji *et al*., 2013）。

本研究白背飞虱唾液腺所有 unigenes GO 功能富集结果表明参与生物进程的 unigenes 最多，前 3 个类别是细胞进程、代谢进程和生物调节，这说明唾液腺中的细胞新陈代谢很活跃。在分子功能中，最丰富的 3 个类别是结合、催化活性和转运活性。结合活性中包括蛋白质、核酸、离子、辅因子和酶结合。唾液腺的主要功能是分泌唾液，唾液是由水、电解质、脂类、氨基酸和蛋白质组成。在细胞组分中，前 3 个是细胞、细胞器和细胞部分。这说明细胞、细胞

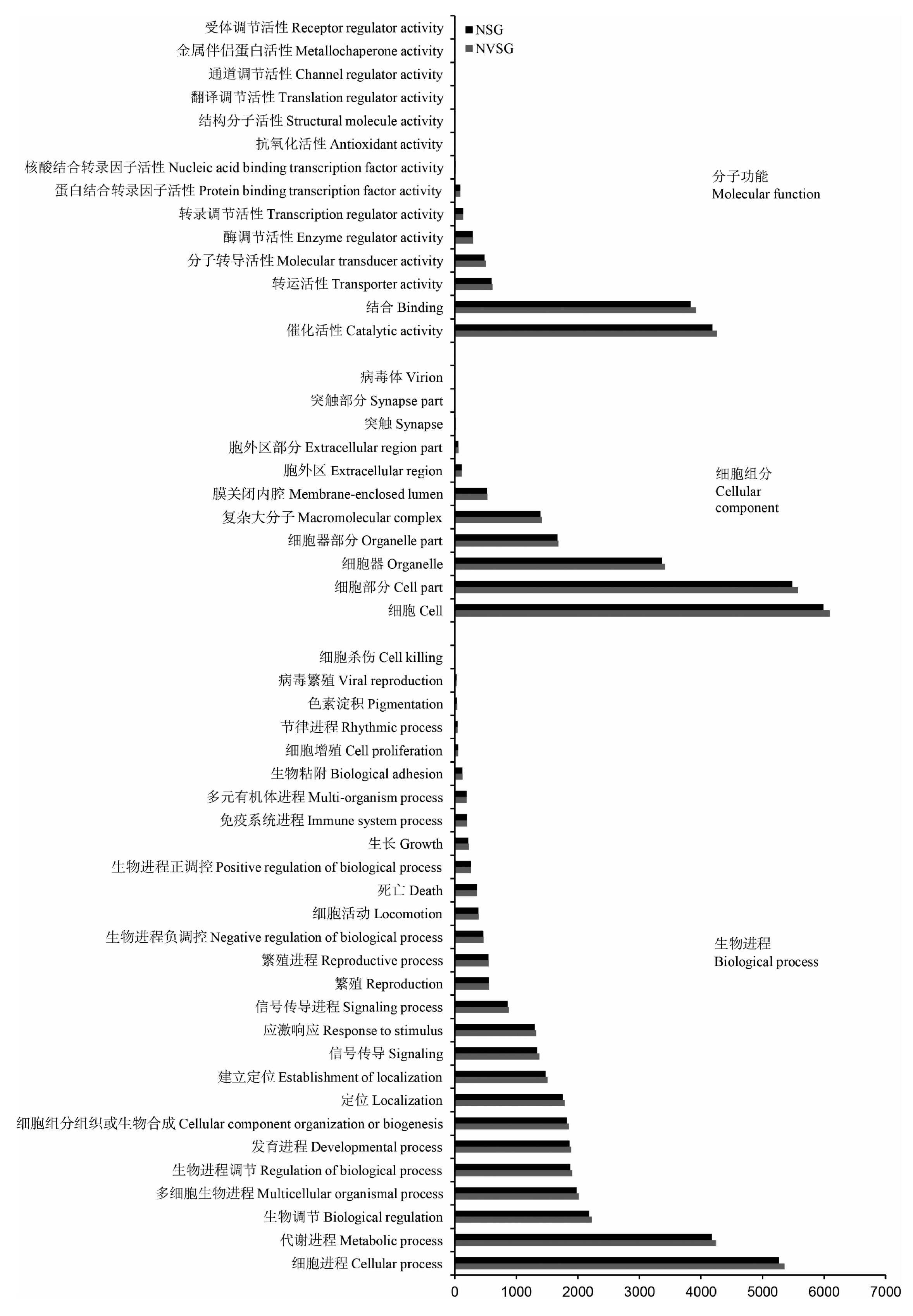


图 3 白背飞虱唾液腺 unigenes 的 GO 分类

Fig. 3 Gene ontology (GO) classifications of unigenes in salivary glands of *Sogatella furcifera*

NVSG: 不带毒白背飞虱的唾液腺 Nonviruliferious salivary gland of *S. furcifera*; VSG: 带毒白背飞虱的唾液腺 Viruliferious salivary gland of *S. furcifera*.

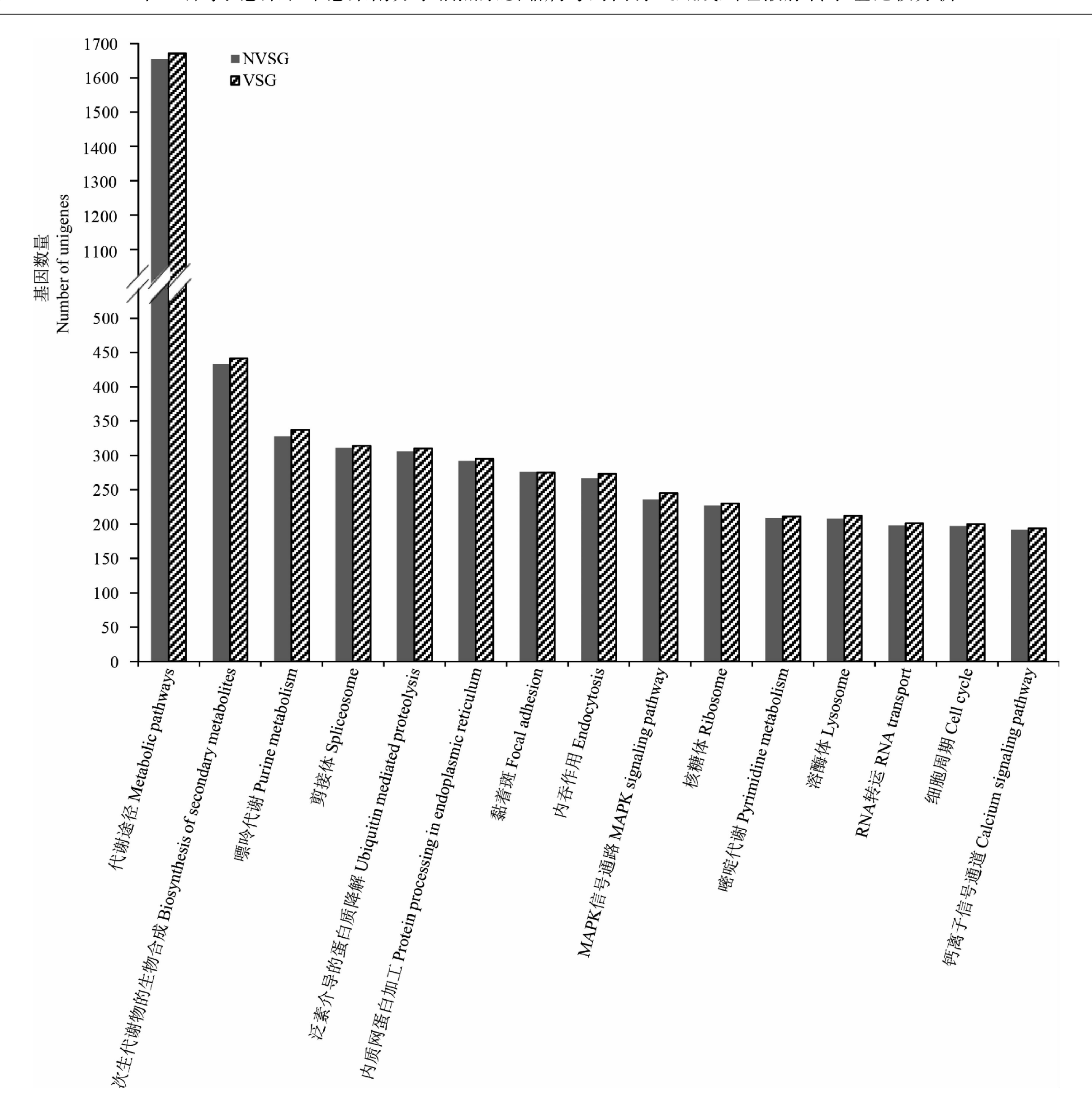


图 4　白背飞虱唾液腺 unigenes 的 KEGG 通路分布

Fig. 4　KEGG pathway distribution of unigenes from nonviruliferous and viruliferous salivary glands of *Sogatella furcifera*

NVSG：不带毒白背飞虱的唾液腺 Nonviruliferious salivary gland of *S. furcifera*；VSG：带毒白背飞虱的唾液腺 Viruliferious salivary gland of *S. furcifera*.

器和细胞分子是唾液腺的突出部分（Ji *et al.*, 2013）。KEGG 分析唾液腺 unigenes 的生物学途径，发现参与代谢途径的 unigenes 最多，这说明唾液腺组织是代谢比较旺盛的器官。GO 功能富集和 KEGG 分类表明唾液腺主要参与了新陈代谢及结合和运输活性。

在 89 个差异表达基因中，包括有 43 个基因缺乏注释信息、25 个卵黄原蛋白基因、3 个黏液样蛋白基因和 1 个气味结合蛋白基因等。43 个基因缺乏注释信息可能是由于序列过短和注释信息的缺乏（胡俊杰等，2017）。从表 2 可以发现，差异表达基因中卵黄原蛋白基因有 25 条序列都发生下调，这有可能是因为序列组装的问题，导致某个基因被拼接成多个序列片段（刘莹等，2012）。有相关研究表明，感染 SRBSDV 后白背飞虱的产卵量明显下降（Xu *et al.*, 2012；Lei *et al.*, 2014；Xu *et al.*, 2014），可能是白背飞虱与病毒互作中发生了某些生理方面的改变，使得白背飞虱组织中的卵黄原蛋白的表达发生变化。昆虫黏液样蛋白是围食膜的主要成分之一，可以保护肠上皮细胞免受食物中病原物的侵入。这类蛋白可能与飞虱刺吸取食的特性相关（Noda *et al.*, 2008）。气味结合蛋白主要存在于昆虫的口器、

表 2 白背飞虱唾液腺差异表达基因

Table 2 Differentially expressed unigenes in salivary gland transcriptomes of *Sogatella furcifera*

序列描述 Description	基因数量 Number of unigenes	基因表达 Gene expression
无 No description	27	上调 Up-regulated
黏液样蛋白 Mucin-like protein	3	上调 Up-regulated
激素原 3 Prohormone-3	1	上调 Up-regulated
细胞色素 b Cytochrome b	1	上调 Up-regulated
气味结合蛋白 Odorant-binding protein	1	上调 Up-regulated
类似神经肽前体 1 Neuropeptide-like precursor 1	1	上调 Up-regulated
类似氨肽酶蛋白 Aminopeptidase-like protein	1	上调 Up-regulated
腺苷三磷酸合成酶 F0 单位亚基 6 ATP synthase F0 subunit 6	1	上调 Up-regulated
兴奋性氨基酸转运蛋白 2 Excitatory amino acid transporter 2	1	上调 Up-regulated
烟酰胺腺嘌呤二核苷酸脱氢酶亚基 4 NADH dehydrogenase subunit 4	1	上调 Up-regulated
类似中线成束蛋白 Predicted: similar to midline fasciclin	1	上调 Up-regulated
类似 OSJNBa0059D20.6 Predicted: similar to OSJNBa0059D20.6	1	上调 Up-regulated
类似 CG33054-PA 激素原 3 Predicted: similar to CG33054-PA Prohormone-3	1	上调 Up-regulated
钠/钾转运腺苷三磷酸酶 β 亚基 2 Sodium/potassium-transporting ATPase subunit beta-2	1	上调 Up-regulated
卵黄原蛋白 Vitellogenin	25	下调 Down-regulated
无 No description	16	下调 Down-regulated
类似脂肪酸合成酶 Predicted: similar to fatty acid synthase	2	下调 Down-regulated
血红素糖脂蛋白前体 2 Hemelipoglycoprotein precursor 2	1	下调 Down-regulated
脂肪酸转移酶 1 Lipoyltransferase 1, putative	1	下调 Down-regulated
钙激活钾通道 α 链 Calcium-activated potassium channel alpha chain	1	下调 Down-regulated
D-3-磷酸甘油酸脱氢酶 D-3-phosphoglycerate dehydrogenase, putative	1	下调 Down-regulated
总数 Total	89	–

触角器官中,与嗅觉、味觉等感知功能密切相关(Iovinella *et al*., 2011; Pelletier and Leal, 2011)。这些功能涉及到物种间的交流、交配以及觅食或选择产卵场所等(Sun *et al*., 2013; Rebijith *et al*., 2016)。而气味结合蛋白在白背飞虱唾液腺中的功能还有待进一步研究。

带毒与不带毒白背飞虱唾液腺两个样本的转录组基因差异表达变化表明这些基因可能与白背飞虱传播病毒特性有关,有关这些差异表达基因在白背飞虱的传毒中的具体作用与功能有待进一步研究。

参考文献(References)

Dietzgen RG, Mann KS, Johnson KN, 2016. Plant virus-insect vector interactions: current and potential future research directions. *Viruses*, 8(11): 303.

Hansen AK, Moran NA, 2011. Aphid genome expression reveals host-symbiont cooperation in the production of amino acids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108(7): 2849–2854.

Hogenhout SA, Ammar ED, Whitfield AE, Redinbaugh MG, 2008. Insect vector interactions with persistently transmitted virus. *Annu. Rev. Phytopathol*., 46: 327–359.

Hu JJ, Meng X, Zhou JB, Yang LX, liu SH, Li RZ, 2017. Transcriptome analysis of the cotton mealybug, *Phenacoccus solenopsis* (Hemiptera: Pseudococcidae). *Acta Entomol. Sin*., 60(1): 9–17. [胡俊杰, 孟翔, 周佳滨, 杨陆兴, 刘善海, 李润钊, 2017. 扶桑绵粉蚧转录组分析. 昆虫学报, 60(1): 9–17]

Iovinella I, Dani FR, Niccolini A, Sagona S, Michelucci E, Gazzano A, Turillazzi S, Felicioli A, Pelosi P, 2011. Differential expression of odorant-binding proteins in the mandibular glands of the honey bee according to caste and age. *J. Proteome Res*., 10(8): 3439–3449.

Ji R, Yu HX, Fu Q, Chen HD, Ye WF, Li SH, Lou YG, 2013. Comparative transcriptome analysis of salivary glands of two populations of rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, that differ in virulence. *PLoS ONE*, 8(11): e79612.

Ji YH, Gao RZ, Zhang Y, Cheng ZB, Zhou T, Fan YJ, Zhou YJ, 2011. A simplified method for quick detection of *Rice black-streaked dwarf virus* and *Southern rice black-streaked dwarf virus*. *Chin. J. Rice Sci*., 25(1): 91–94. [季英华, 高瑞珍, 张野, 程兆榜, 周彤, 范永坚, 周益军, 2011. 一种快速同步检测水稻黑条矮缩病毒和南方水稻黑条矮缩病毒的方法. 中国水稻科学, 25(1): 91–94]

Lei WB, Liu DF, Li P, Hou ML, 2014. Interactive effects of *Southern rice black-streaked dwarf virus* infection of host plant and vector on performance of the vector, *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae). *J. Econ. Entomol*., 107(5): 1721–1727.

Liu XQ, Zhou HY, Zhao J, Hua HX, He YP, 2016. Identification of the secreted watery saliva proteins of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) by transcriptome and Shotgun LC-MS/MS approach. *J. Insect Physiol.*, 89: 60 – 69.

Liu Y, Wang N, Zhang Z, Li F, 2012. Application of transcriptome in insect resistance research. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 49(2): 317 – 323. [刘莹, 王娜, 张赞, 李飞, 2102. 五种鳞翅目害虫中抗药性相关基因的转录组学分析. 应用昆虫学报, 49(2): 317 – 323]

Noda H, Kawai S, Koizumi Y, Matsui K, Zhang Q, Furukawa S, Shimomura M, Mita K, 2008. Annotated ESTs from various tissues of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*: a genomic resource for studying agricultural pests. *BMC Genomics*, 9(1): 117.

Ou GC, Yi GH, Guo HM, Ren F, Zhang ZB, Zheng HB, 2012. Preliminary study on rice yield loss caused by *Southern rice black streaked dwarf virus* disease and the forecasting factors related with the disease. *Plant Prot.*, 38(3): 125 – 127. [欧高财, 易光辉, 郭海明, 任凡, 张政兵, 郑和斌, 2012. 南方水稻黑条矮缩病对水稻产量损失及测报因子的初步研究. 植物保护, 38(3): 125 – 127]

Pelletier J, Leal WS, 2011. Characterization of olfactory genes in the antennae of the Southern house mosquito, *Culex quinquefasciatus*. *J. Insect Physiol.*, 57(7): 915 – 929.

Rebijith KB, Asokan R, Ranjitha HH, Krishna KK, Krishna JK, Vinutha J, Bakthavatsalam N, 2016. RNA interference of odorant-binding protein 2 (OBP2) of the cotton aphid, *Aphis gossypii* (Glover), resulted in altered electrophysiological responses. *Appl. Biochem. Biotechnol.*, 178(2): 251 – 266.

Sharma A, Khan AN, Subrahmanyam S, Raman A, Taylor GS, Fletcher MJ, 2014. Salivary proteins of plant-feeding hemipteroids – implication in phytophagy. *Bull. Entomol. Res.*, 104(2): 117 – 136.

Sogawa K, 1982. The rice brown planthopper feeding physiology and host plant interactions. *Annu. Rev. Entomol.*, 27(1): 49 – 73.

Sun L, Gu SH, Xiao HJ, Zhou JJ, Guo YY, Liu ZW, Zhang YJ, 2013. The preferential binding of a sensory organ specific odorant binding protein of the alfalfa plant bug *Adelphocoris lineolatus* AlinOBP10 to biologically active host plant volatiles. *J. Chem. Ecol.*, 39(9): 1221 – 1231.

Wang Q, Yang J, Zhou GH, Zhang HM, Chen JP, Adams MJ, 2010. The complete genome sequence of two isolates of *Southern rice black-streaked dwarf virus*, a new member of the genus Fijivirus. *J. Phytopathol.*, 158(11 – 12): 733 – 737.

Wang Q, Zhou GH, Zhang SG, 2012. Detection of *Southern rice black-streaked dwarf virus* using one-step dual RT-PCR. *Acta Phytopathol. Sin.*, 42(1): 84 – 87. [王强, 周国辉, 张曙光, 2012. 南方水稻黑条矮缩病毒一步双重 RT-PCR 检测技术及其应用. 植物病理学报, 42(1): 84 – 87]

Xu HX, He XC, Zheng XS, Yang YJ, Tian JC, Lu ZX, 2014. *Southern rice black-streaked dwarf virus* (SRBSDV) directly affects the feeding and reproduction behaviour of its vector, *Sogatella furcifera* (Horváth) (Hemiptera: Delphacidae). *Virol. J.*, 11(1): 55.

Xu Y, Zhou WW, Zhou YJ, Wu JX, Zhou XP, 2012. Transcriptome and comparative gene expression analysis of *Sogatella furcifera* (Horváth) in response to *Southern rice black-streaked dwarf virus*. *PLoS ONE*, 7(4): e36238.

Xue J, Bao YY, Li BL, Cheng BY, Peng ZY, Liu H, Xu HJ, Zhu ZR, Lou YG, Cheng JA, Zhang CY, 2010. Transcriptome analysis of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *PLoS ONE*, 5(12): e14233.

Zhang HM, Yang J, Chen JP, Adams MJ, 2008. A black-streaked dwarf disease on rice in China is caused by a novel fijivirus. *Arch. Virol.*, 153(10): 1893 – 1898.

Zhou GH, Zhang SG, Zou SF, Xu ZW, Zhou ZQ, 2010. Occurrence and damage analysis of a new rice dwarf disease caused by *Southern rice black-streaked dwarf virus*. *Plant Prot.*, 36(2): 144 – 146. [周国辉, 张曙光, 邹寿发, 许兆伟, 周志强, 2010. 水稻新病害南方水稻黑条矮缩病发生特点及危害趋势分析. 植物保护, 36(2): 144 – 146]

(责任编辑：马丽萍)